large »; les stries longitudinales de la tige étaient également disposées en spirale oblique, et les feuilles toutes refoulées sur le côté, en série linéaire, à mérithalles nuls.

Il est bon de rappeler également que Moquin-Tandon (*Térat. végét.*, p. 181) avait déjà signalé des phénomènes de torsion à peu près semblables, observés sur les Valérianes par Lapierre de Roane, Gilibert et Viviani.

RECHERCHES SUR LA DIVISION DU NOYAU CELLULAIRE CHEZ LES VÉGÉTAUX;

par **M. Charles DEGAGNY**.

PREMIÈRE PARTIE : JUSQU'A LA DISPARITION DE LA MEMBRANE.

A, CHEZ LES LILIACÉES.

La période la plus rapide de la division, comme on peut le constater sur les noyaux des *Spirogyra* ou des *Tradescantia* à l'état vivant, est celle qui aboutit à la disparition de la membrane nucléaire; celle-ci serait, dit-on, le résultat de causes qui résideraient dans le cytoplasme. Quelques phénomènes qui la précèdent ont complètement échappé à l'observation. Les modifications de la membrane ne sont que la suite d'autres modifications qui commencent dans le filament et se propagent plus tard jusqu'à elle, par l'intermédiaire du *suc nucléaire*, mais du *suc nucléaire modifié*, comme on le verra, et comme on ne l'a pas constaté, à certaines époques. On a remarqué deux phases ultimes d'un phénomène dont la phase intermédiaire est restée inaperçue.

Ainsi M. Flemming a constaté, dans le noyau des cellules mères des spermatozoïdes de la Salamandre, les modifications de la nucléine et de la linine qui précèdent la formation des segments nucléiniens.

M. Van Beneden a constaté les mêmes faits dans l'œuf de l'ascaride. Les segments nucléiniens sont les produits, ici encore, de condensations, de remaniements successifs de la nucléine et de la linine ; de manière qu'à un moment donné la nucléine forme des amas plus volumineux, dont la surface en rapport avec le suc cellulaire est nécessairement moins considérable que quand elle était disséminée.

M. Hertwig a fait les mêmes constatations dans les œufs des échinodermes.

M. Strasburger a vu le même phénomène dans les cellules mères polliniques, ainsi que M. Guignard.

Dans ce dernier cas, non seulement la nucléine subit des transformations qui aboutissent à sa condensation, mais la linine s'épaissit fortement autour d'elle. La surface de la nucléine en contact avec la linine, avec le suc nucléaire, devient moins grande, et elle est séparée davantage de ce dernier.

Voilà certainement des transformations bien visibles, amenant des changements de rapports non moins visibles, et que l'on n'a pas signalées, tout au moins comme causes prochaines des modifications que subit ensuite la membrane.

Il était donc du plus haut intérêt de relever avec soin tout ce qui se passe de visible, de constatable à la plus simple observation dans le noyau, avant de penser à ce qui se passe en dehors de lui, pour arriver à expliquer un phénomène aussi général que celui de la disparition de la membrane nucléaire, phénomène qui est chronologiquement postérieur aux changements remarqués par tous les observateurs sur la nucléine et sur la linine, c'est-à-dire sur le filament.

MM. Strasburger et Guignard ont été plus loin dans leurs constatations sur les cellules mères polliniques. Ils ont parfaitement remarqué les fils achromatiques qui se forment entre les extrémités des bâtonnets.

M. Guignard a fait depuis longtemps une autre observation qui se rapproche encore davantage de ce que je ferai connaître tout à l'heure.

M. Guignard a vu, dès 1885 (*Annales*, Botanique, 1885), du protoplasma granuleux à côté des bâtonnets dans le noyau primaire du sac embryonnaire des Lis.

Enfin tous les auteurs qui ont regardé dans le noyau des *Spirogyra* connaissent les changements qui se passent avant la disparition de la membrane. Ils savent qu'on ne voit plus que confusément dans le noyau à cette époque, à travers un suc nucléaire qui s'épaissit, qui augmente de plus en plus de densité, et au milieu duquel le nucléole, immobile auparavant, change de place à chaque instant.

La disparition de la membrane constitue donc un fait commun

à tous les noyaux, aussi bien animaux que végétaux, qui mérite d'être étudié; car il est certainement, partout, l'effet d'une cause qu'il est important de connaître.

Après avoir fait de longues recherches depuis quelques années sur les *Spirogyra*, j'ai voulu savoir si les phénomènes qui précèdent la disparition de la membrane chez ces plantes se réalisent, et sous quelle forme, chez les Phanérogames. J'ai donc repris une étude de la division faite par tant d'observateurs chez ces dernières. Je suis arrivé à reconnaître des faits qui n'ont pas été remarqués, ni décrits jusqu'ici; ils se passent en effet avec une grande rapidité. Leur étude permet de reconnaître les causes de la disparition de la membrane; elle permet de se rendre compte de plusieurs phénomènes importants que l'on explique aujourd'hui d'une façon différente, en attribuant aux sphères directrices une action que celles-ci ne peuvent pas exercer à travers la membrane qui reste intacte pendant la première partie de ces phénomènes.

Cette étude permet en second lieu de reconnaître l'origine des transformations successives qui commencent dans le noyau et se terminent, momentanément, par les transformations de la membrane et par sa disparition.

Je me propose de faire connaître les faits que j'ai pu recueillir au cours de mes recherches sur ces phénomènes rapides, tant sur les *Spirogyra* que sur les plantes de la famille des Liliacées.

Pour les *Spirogyra*, je choisirai trois espèces faciles à cultiver et à examiner vivantes : les *Spirogyra crassa*, *setiformis* et *nitida*.

Pour les Liliacées, je décrirai seulement les faits que j'ai trouvés sur le Lis blanc, dans le noyau primaire du sac embryonnaire. Comme je m'en suis assuré, ils sont les mêmes chez les autres Lis et chez les Fritillaires; je puis l'établir par mes préparations.

Le noyau primaire du sac embryonnaire a un diamètre double de celui des cellules polliniques; il est de 50 μ. Celui des cellules polliniques, des noyaux des spermatomères de Salamandre, des noyaux des œufs de l'Ascaris, n'est généralement que de 20 à 25 μ, c'est-à-dire moitié moindre. Le premier est donc extrêmement avantageux pour l'observation, et c'est par lui que je vais commencer mon étude, que je continuerai, avant de prendre des conclusions, par l'examen du noyau des *Spirogyra*.

Le noyau primaire du sac embryonnaire des Lis a été étudié en

France par M. Guignard, à plusieurs reprises différentes (*Annales*, Botanique, 1885, 1891). D'aprés ce savant maître, au moment où les bâtonnets sont formés, les sphères directrices viendraient se placer aux deux bouts d'un diamètre du noyau placé dans la direction des pôles futurs, qui seraient ainsi déjà constitués.

Dès cet instant, les sphères commenceraient à agir, tant sur les fils achromatiques que par l'intermédiaire de ceux-ci sur les bâtonnets. Au premier stade, le noyau contiendrait des matières protoplasmiques granuleuses, qui auraient pénétré dans le noyau à travers la membrane ramollie déjà à cette époque. La membrane disparaîtrait dans les points en contact avec les sphères directrices ; et par là s'introduiraient de nouvelles quantités de cytoplasme, qui formeraient les fils achromatiques orientés déjà, à travers le noyau, d'un pôle à l'autre.

En effet, le noyau en question renferme une grande quantité de granulations et de matières protoplasmiques hyalines, au milieu desquelles une partie des bâtonnets se trouvent enveloppés dans la région supérieure du noyau, vers le micropyle. La région inférieure du noyau, *vers le faisceau funiculaire*, contient, comme il est aisé de le voir, un suc nucléaire beaucoup moins dense, où se trouvent les autres bâtonnets. Puis le protoplasma granuleux est disséminé régulièrement dans le noyau, enveloppant tous les bâtonnets, ainsi que le nucléole. Cette phase correspond à une période extrêmement rapide, que je ferai connaître chez les *Spirogyra*, et que l'on rencontre très rarement chez les Lis. Cependant j'en ai obtenu un certain nombre de préparations, une sur dix ovaires examinés. Elle n'a point été remarquée, ni celle qui la suit, et qui, au point de vue des théories admises jusqu'ici sur le noyau et sur ses fonctions, a une importance capitale.

Quand le protoplasma granuleux a été disséminé dans tout le noyau, *il disparaît, et il est remplacé par des fils achromatiques, en quantité innombrable, qui sillonnent dans tous les sens la cavité nucléaire encore dépourvue de sa membrane.*

Les préparations où l'on trouve ce phénomène si important sont encore assez nombreuses, et il est étonnant que le fait n'ait pas été constaté. En coupant des ovaires de Lis en travers, on détériore, comme on le sait, une certaine quantité de noyaux. Mais, même dans ces conditions, et sans qu'il soit besoin de recourir aux coupes plus méthodiques par inclusion sur un seul plan, dans la

paraffine ou le collodion, on trouve généralement deux ou trois fois le phénomène sur dix ovaires débités par coupes transversales. Chaque ovaire pouvant donner environ 150 coupes; par conséquent, sur 1500 coupes, on trouve deux ou trois coupes où se trouve la métamorphose si importante à connaître du protoplasma granuleux changé en fils achromatiques.

Il est bien entendu que la membrane nucléaire existe toujours; elle existe si bien après la formation des fils, j'entends la formation complète, qu'elle empêche le noyau de crever dans le cytoplasme. La turgescence de celui-ci, à cette époque, est devenue telle, que les matières qu'il contient tendent à faire irruption dans le sac embryonnaire. La membrane ramollie moins résistante, mais perméable seulement aux matières les plus liquides, se déforme. Il se produit des ampoules à sa surface, comme chez les *Spirogyra;* ampoules considérables, égales quelquefois au quart du noyau. Ainsi, nous voilà donc loin de l'épanchement, de l'irruption des matières cytoplasmiques dans la cavité nucléaire.

A un certain moment, on voit donc que la membrane est modifiée, qu'elle se ramollit.

C'est précisément cette modification, que l'on a tout le temps d'étudier et d'examiner, qui met fin momentanément à la rapidité des phénomènes qui se sont passés dans le noyau. La modification de la membrane, beaucoup plus lente que celle du protoplasma granuleux, permet de se rendre compte de ce qui s'est passé.

Qu'est-ce que c'est d'abord que ces granulations interposées au filament, dont la multiplication, dont la croissance semble liée à la sienne, coïncider avec les réactions de plus en plus énergiques, de plus en plus visibles de la nucléine ; avec la réduction progressive des rapports de la nucléine et de la linine? Nous venons de le voir, elles ne peuvent venir du cytoplasme ; au contraire, elles ont plutôt des tendances à y aller, à s'épancher en dehors du noyau.

En réalité, pour se rendre compte de la nature de ces granulations, de ce protoplasma granuleux, il ne faut pas perdre de vue ce qui se passe aussitôt que la membrane nucléaire est modifiée. Les phénomènes d'osmose, jusque-là, restent à l'état normal. Aussitôt qu'elle est modifiée, le suc cellulaire pénètre plus abondamment dans le noyau. C'est précisément alors que les fils achromatiques se forment. Entre la répartition du protoplasma granuleux

et leur apparition, il s'est passé un autre phénomène. Les fils ne sont pas formés de granulations placées bout à bout, chose qu'il faudrait encore expliquer; ils sont formés d'une matière homogène très résistante, s'étendant dans tout le noyau. Le protoplasma granuleux a donc été dissous, profondément modifié; et, à la place de ces matières dissoutes, liquides, solubles dans le suc nucléaire, si l'on veut, qui se sont formées entre les bâtonnets, à un moment donné, quand la membrane nucléaire a été atteinte, quand le suc cellulaire a pénétré plus abondamment, les fils sont apparus, par condensation, par coagulation de matières moins solubles que l'instant d'avant, dans un suc nucléaire différent.

Il résulte de ce qui précède que le noyau a contenu, à un moment donné, des matières protoplasmiques granuleuses qui ont enveloppé le nucléole et les bâtonnets, et qu'à ce moment les granulations dissoutes ont été changées en fils achromatiques. La transformation s'est donc opérée au moment où le suc nucléaire qui entourait les bâtonnets est devenu plus épais, au moment où sa densité a augmenté.

En second lieu, quand le suc nucléaire a acquis cette densité, l'action produite sur les granulations s'est prolongée jusqu'à la membrane, et a produit sur celle-ci les mêmes effets; elle a provoqué son ramollissement, puis sa dissolution.

Mais la dissolution du protoplasma granuleux a été précédée de phénomènes analogues dans le filament et aussi sur le nucléole; car, après la formation des fils achromatiques, on trouve que les bâtonnets sont moins gros et plus colorés. Le nucléole a aussi diminué de volume. Même sur des préparations colorées d'une façon insuffisante, il est facile de voir la différence de colorabilité des bâtonnets, quand on compare leur grosseur et leur couleur pendant la dissémination des granulations à leur grosseur et à leur couleur après la formation des fils achromatiques.

On est donc obligé de reconnaître que l'on se trouve en présence d'un seul et unique phénomène qui a commencé dans le filament, qui s'est propagé au protoplasma granuleux, puis à la membrane, que la nucléine s'est dissoute, qu'elle a transfusé à travers la linine en la ramollissant, qu'elle a pénétré dans le protoplasma granuleux contigu aux bâtonnets, qu'elle a dissous les granulations, puis la membrane.

On est encore amené à reconnaître que les effets de la nucléine,

que ses effets visibles, tout au moins, ont été précédés, provoqués par les mêmes causes.

La nucléine n'agit que dans un milieu très dense, que dans un milieu où la diffusion des matières solubles se fait de plus en plus difficilement.

Tant que le suc nucléaire ne devient pas épais, la nucléine n'agit que dans le filament; son action s'arrête aux limites de celui-ci. Or le filament est en contact avec le suc nucléaire; celui-ci est en rapport avec la membrane, avec le suc cellulaire. Quand la nucléine comme dans les noyaux animaux, comme dans les cellules polliniques, dont il a été question plus haut, s'est d'abord condensée; quand ses grains, très petits d'abord, ont difflué, se sont réunis en grains plus gros, il est évident que ses surfaces en rapport avec le suc nucléaire, avec la membrane, avec le suc cellulaire, ont diminué. Il est certain que ces rapports ont encore diminué par suite de l'épaississement du filament, puis de l'épaississement des bâtonnets, et enfin, à une certaine époque, encore davantage, par l'interposition, que l'on n'a pas remarquée, entre ce filament réduit en bâtonnets et la membrane nucléaire, d'un suc nucléaire épaissi par la dissémination du protoplasma granuleux. Alors la nucléine agit comme dans le filament, dans les bâtonnets, son action se prolonge jusqu'à la membrane.

Il n'est donc pas douteux que tous les effets qui se sont succédé dans le noyau : condensation de la nucléine; diffluence et condensation de la linine; dissolution et condensation en fils achromatiques du protoplasma granuleux; diffluence et condensation en granulations de la membrane; que tous ces effets constituent, à proprement parler, un seul et unique phénomène : la transformation de la nucléine dans un milieu qui change autour d'elle, jusqu'au moment où la membrane est modifiée. Alors la diffusion du suc cellulaire augmente, et la nucléine ne peut plus produire les mêmes effets.

Généralement la membrane est transformée complètement; mais les produits de sa dissolution ne forment plus de fils achromatiques. Les matières qui la composaient sont moins profondément remaniées, l'activité de la nucléine étant atténuée. Il ne se forme plus que des granulations qui s'ajoutent à celles du cytoplasme voisin, de manière qu'autour du noyau on aperçoit souvent un bourrelet de granulations plus nombreuses. En un mot, la nucléine,

en présence du suc cellulaire, ne refait plus que des granulations, comme elle en faisait entre les replis du filament, quand le suc cellulaire arrivait plus facilement dans le noyau. Car, avant d'acquérir le pouvoir de produire les effets ultimes que nous lui avons vu produire, la nucléine a produit antérieurement des effets analogues, mais moins sensibles.

Quand elle possède sa puissance d'action maximum, il n'existe plus dans le noyau de produits solides, sauf les bâtonnets et le nucléole. Toutes les matières nucléaires sont à l'état liquide ; le suc nucléaire acquiert une densité maximum. Aussitôt que le suc cellulaire apparaît dans ce milieu, les matières protoplasmiques se condensent sous formes de fils achromatiques.

Quand les granulations se sont formées, elles se sont formées dans les mêmes conditions, à des époques où le suc nucléaire acquérait momentanément une densité plus grande, à l'époque des remaniements et des transformation successives du filament et de la nucléine. Alors la perméabilité de la membrane, en présence d'un suc nucléaire plus dense, augmentait momentanément, le suc cellulaire pénétrait plus abondamment et mettait une limite à l'activité de la nucléine, du filament. Mais, comme l'ont montré les derniers phénomènes qui ont précédé la dissolution de la membrane, la nucléine n'acquiert son maximum d'activité qu'au moment où les matières interposées sont devenues assez abondantes pour emplir tout le noyau, pour envelopper tous les bâtonnets, et à ce point de vue il n'est pas possible de méconnaître la concordance complète de tout ce qui se réalise autour d'elle pour que son action puisse se prolonger jusqu'à la membrane, aussi bien dans les noyaux animaux que dans les noyaux végétaux.

Il ressort encore de ce qui précède qu'en aucun cas on ne peut attribuer la destruction de la membrane aux sphères directrices qui contracteraient avec la membrane des contacts seulement locaux. Les modifications que subit la membrane se font dans toutes ses parties à la fois, par l'intermédiaire du protoplasma granuleux qui s'est mis en rapport avec elle sur tous les points de sa surface.

Le suc cellulaire pénètre partout à la fois. Il agit au même moment sur toutes les matières dissoutes, sur tous les bâtonnets. La nucléine reçoit sur toute sa surface, au même moment, la même influence, elle acquiert partout les mêmes qualités. Progressive-

ment toutes ses parties ont été condensées; progressivement elles ont été amenées, au fur et à mesure de la condensation des filaments, en même temps, aux mêmes époques, en contact avec la membrane, avec le suc cellulaire. Elles ont été séparées aux mêmes époques. De sorte qu'à un moment donné elles seront aptes à agir dans toutes leurs parties les unes sur les autres, à se diviser en une seule fois.

La présence, dans le noyau primaire du sac embryonnaire des Liliacées, de matières interposées au filament permet donc de reconnaître l'origine, le point de départ de l'action qui se réalise à un moment donné sur la membrane du noyau, tant chez les animaux que chez les végétaux.

Dans le noyau des tissus animaux étudiés jusqu'ici, on a bien aperçu les modifications qui se passent au contact de la nucléine; on a bien noté les transformations que celle-ci subit. On n'a pas pensé à rattacher ces transformations, beaucoup moins apparentes que celles que l'on remarque dans le noyau du sac embryonnaire, aux transformations de la membrane.

MM. Strasburger et Guignard ont bien constaté des fils achromatiques dans le noyau des cellules polliniques, M. Guignard a bien vu les granulations du noyau primaire du sac embryonnaire; mais ces deux observateurs ne pouvaient penser que les fils succèdent aux granulations.

Granulations, fils achromatiques, sont des produits figurés visibles, indiquant, à certaines époques, le degré d'activité du filament, de la nucléine ou, si l'on veut, du suc nucléaire contigu au filament.

Nous verrons plus tard de quelle manière on peut penser que s'exerce cette activité.

L'auteur avait joint à l'envoi du manuscrit divers dessins et préparations venant à l'appui de son travail, et qui sont communiqués aux personnes présentes.

M. Van Tieghem fait à la Société la communication suivante :